©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Biogeographisch-ökologische Studien im Kaukasus als Grundlage für einen Vergleich mit den Alpen

Von HERBERT FRANZ

Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 11. April 1991

Drei Besuche im Zentral- und Ostkaukasus auf Einladung von Prof. Dr. G. NACHUZRISCHWILI (Tbilisi) und Prof. Dr. B. STRIGANOVA (Moskau) gaben mir Gelegenheit, vergleichende biogeographisch-ökologische Studien im Zentral- und Ostkaukasus durchzuführen. Je eine Reise nach Batumi und nach NO-Anatolien ermöglichte es, auch die nordostanatolischen Gebirge in diesen Vergleich einzubeziehen.

Die letzte Kaukasusreise, die gemeinsam mit russischen und ungarischen Wissenschaftlern durchgeführt wurde, leitete eine enge Zusammenarbeit zwischen den drei Forschergruppen ein und gipfelte in dem Beschluß, in Hinkunft gemeinsame vergleichende Forschungen im Kaukasus und in den Alpen durchzuführen. Ein Teilergebnis dieser Forschungen wird nachstehend mitgeteilt. Die Mitteilung erfolgt in drei Abschnitten: 1. Darstellung im Zentralkaukasus (Umgebung von Tbilisi und Kasbegi) gewonnener Ergebnisse; 2. Darstellung von Ergebnissen, die im Ostkaukasus (Umgebung von Kurush) erzielt wurden; 3. Schlußfolgerungen aus diesen Ergebnissen auf einen Vergleich der Ökologie und Verbreitung der Fauna des Kaukasus mit derjenigen der Alpen.

1. Ergebnisse der Aufsammlungen im Zentralkaukasus in den Jahren 1977, 1985 und 1989

Erste Ergebnisse dieser Aufsammlungen wurden von mir bereits publiziert (FRANZ 1986), auf diese Mitteilungen sei hier verwiesen, um Wiederholungen vermeiden zu können. Wesentliche Ergänzungen zu meinen eigenen im Jahr 1989 durchgeführten Aufsammlungen lieferten die Herren Doz. Dr. E. MEYER, Dr. H. STOCKNER und Doz. Dr. K. THALER, die sich besonders der Bodenfauna in den höchsten Lagen des Zentral- und Ostkaukasus widmeten. Die Veröffentlichungen von G. M. ABDURAKHMANOW (1988 und 1991) lieferten wesentliche Voraussetzungen für den im Teil 3 durchgeführten Vergleich.

Die Aufsammlungen im Zentralkaukasus wurden einerseits im Bereich des Kreuzpasses in der Umgebung der Grusinischen Heerstraße durchgeführt und andererseits im Bereich des Kasbegi. Aus den Hochlagen des Kasbegi brachten vor allem die Herren E. MEYER, H. STOCKNER und K. THALER umfangreiches Material zu Tale.

In den Grasheiden am Kreuzpaß wurden in 2400 bis 2500 Metern folgende Coleopteren gesammelt: *Trechus bradycelloides* Reitt., *Bembi-*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dion armenicum Chd., *Dyschirius globosus* Hbst., *Zabrus aurichalceus* Ad., *Pterostichus caucasicus* Mén., *Geodromicus kunzei* Heer, *Stenus assequens* Rey und *Stenus nanus* Steph., *Atheta tibitalis* Heer, *Amischa franzi* Pace, *Aphodius (Agolius) montanus* Er., *Chrysomela staphylea lederi* Wse. und *Plinthus causticus* Fst. (vgl. auch FRANZ 1986, Tab. 2).

An den sommerlichen Schneeflecken im Bereich des Kreuzpasses wurden gesammelt: *Carabus osseticus* Ad., *Carabus boeberi* Ad., *Nebria nigerrima* Chd, *Pterostichus osseticus* Kirschenh., *Pt., ingush* Lutschnik, *Pt. lagaroides* Reitter, *Pt. caucasicus* Fald., *Dichrous elongatus* Dej., *Calathus melanocephalus tricolor* Reitt., *Ocypus korgei* Smetana, *Hypnoidus rivularius* Kr., *Otiorrhynchus chaudoiri* Hochh. und *Liophloeus* spec.

Am Aufstiegsweg von Kasbegi zum Gipfel des Kasbeg wurden in etwa 2200 m, in beweideten hochsubalpinen Grasheiden, wo sie nicht stark beweidet waren, gesammelt: *Cicindela campestris desertorum* Fald., *Carabus staehlini* Ad., *Coccinella septempunctata* L., *Dascillus cervinus* L., *Crypticus quisquilius* L., *Evodinus variabilis* Gebl., *Dorcadion caucasicum* Küster, *Cryptocephalus concolor* Suffr. und *Larinus planus* F.

Auf den Schneeböden am Kasbegi über 3000 m wurden von E. MEYER, H. STOCKNER und K. THALER erbeutet: *Carabus puschkini kasbekianus* Kr., *Nebria caucasica* Mén., *Trechus lederi* Putz (auch schon von Chr. Körner gesammelt), *Diplous fulvipes* Motsch., *Amara cordicollis* Mén, *Byrrhus* spec., *Hypnoidus rivularius* Kr., *Otiorrhynchus granulatostriatus* Strl. und *O. subcoriaceus* Reitt. Bei 3000 m wurde mehrfach *Chrysomela sstaphylea lederi* Wse. gefunden. Über die Obergrenze der Verbreitung von Coleopteren am Kasbegi werden THALER und MEYER berichten.

Der Großteil der vom Kreuzpaß und vom Kasbegi angeführten Arten ist ausschließlich hochalpin verbreitet. Am Kreuzpaß und am Kasbegi lebt demnach eine relativ artenreiche hochalpine Fauna. Bezüglich der Aufsammlungen in tieferen Lagen des Zentralkaukasus sei auf FRANZ (1986) verwiesen.

2. Ergebnisse der Aufsammlungen im Ostkaukasus (Kurush) 1989

Von den in den Hochlagen des Zentralkaukasus gesammelten hochalpinen Coleopterenarten wurden nur *Carabus staehlini* und *Amara cordicollis* Mén. im Raum von Kurush wiedergefunden. Dort ist in Seehöhen von 2400 bis 2600 m überhaupt keine alpine Schneerandfauna vorhanden. Das ist offenbar die Folge dessen, daß dort selbst in Mulden der Schnee nicht lang genug liegenbleibt, um die Entwicklung einer Schneetälchenfauna zu ermöglichen. In 2400 bis 2600 m, wo ich zu sammeln Gelegenheit hatte, besteht nur eine Grasheide, in der keine typisch hochalpinen Coleopteren leben, dafür aber zahlreiche xerophile Formen, die offenbar durch die starke Beweidung der Vegetation

anthropogen stark begünstigt werden. Es werden die in diesem Höhengürtel gefundenen Arten nachstehend angeführt, xerophile Arten sind mit „x", auch in den Mähwiesen in 1800 m Höhe vorkommende Arten mit „o" gekennzeichnet.

x Carabus hungaricus mingens Quens.
o *Carabus staehlini* Ad.
o *Laemostenes sericeus* hepaticus Fald.
Harpalus aeneus F.
x *Harpalus honestus* Steph.
x *Harpalus smaragdinus* Duft.
x *Harpalus serripes* Quens.
x *Ophonus cribricollis* Dej.
x *Ophonus azureus* F.
Zabrus trinii Fischer
x *Amara eurynota* Panz.
Amara ingenua Duft.
Amara pulchra Bat.
o *Amara cordicollis* Mén.
Amara aenea De G.
x *Amara bifrons* Gyll.
o *Amara aulica* var *caucasica* Muls.
Synuchus nivalis Panz.
Calathus melanocephalus tricolor Reitter
Syntomus tibialis Motsch.
x *Brachinus crepitans* L.
Lathrobium fulvipenne Grav.
Philonthus concinnus Grav.
Philonthus sordidus Grav.
Philonthus cognatus Steph.
Ocypus picipennis F.
Quedius microps Scop.
Tachyporus macropterus Steph.
Mycetoporus pumilus Gyll.
Oxypoda caspia Pace
Pachylister carbonarius Hoffm.
Podistra spec.
Selatosomus caucasicus Mén.
Cryptophagus dentatus Hrbst.
Cryptophagus nitidulus Müller
Heptaulacus carinatus Germ.
x *Opatrum sabulosum* L.
x *Crypticus quisquilius* L.
x *Pedinus femoralis L.*
x *Chrysomela fimbriata* F.
Mniophila muscorum Koch
x *Otiorrhynchus ligustici* L.
Otiorrhynchus conicirostris Strl.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Pholicodes spec.
Phyllobius virideaeris Laich.
Sitona crinitus Hbst.
Urometopus georgicus Reitt.

Unter höherer, nicht abgeweideter Vegetation zwischen Felsblöcken in Bachnähe wurden gesiebt:

Trechus kuruschensis Franz
Trechus magniceps Reitter
Chilopora antennata Epp. (dt. Pace)
Mycetoporus punctus Gyll.
Atheta daghestanica Pace (Holotypus und 6 Paratypen)

Auf den Schneeböden über 3000 m Seehöhe wurden von THALER, MEYER und STOCKNER gesammelt:

Carabus (Tribax) fausti Dohrn (lg. ABDURAKHMANOW, teste ABDURAKHMANOW)
Trechus thaleri Franz (lg. THALER, MEYER und STOCKNER), nur über der Obergrenze des geschlossenen Rasens
Amara subdepressa Putz. oder *daghestanica* Chd. (lg. THALER und MEYER).
Cantharidae gen. spec. (brachypter, leg. STOCKNER)
Otiorrhynchus fausti Strl. (lg. THALER, MEYER und STOCKNER)

Außerdem wurden aus 2 Bodenproben aus 3000 und 3400 m ausgelesen: 2 *Atheta*-Arten, eine *Helophorus*-Art, eine *Aphodius*-Art und eine *Otiorrhynchus*-Art, die noch nicht bis zur Art determiniert werden konnten. Wenn auch die Liste sicherlich noch nicht alle in hohen Lagen der Berge um Kurusch lebenden Arten umfaßt, so läßt sie doch erkennen, daß die ausschließlich hochalpin lebende Fauna in diesem Raum artenarm ist.

Im höchstgelegenen Wald am Fahrweg nach Kurush oberhalb Mitrakh (1800 m) (Bestand von *Betula, Alnus, Salix* u. a.) wurden aus Laubstreu gesiebt:

Notiophilus palustris Duft.
Trechus liopleurus Chaud.
Olophrum caucasicum Fauv.
Omalium caesum Grav.
Omalium rivulare Payk.
Tachinus scapularis Steph.
Tachyporus macropterus Steph.
Mycetoporus punctus Gyll.
Mycetoporus splendidus Grav.
Bolitobius thoracicus F.
Habrocerus capillaricornis Grav.
Tropimenelytron tuberiventris Epp. (dt. Pace)
Geostiba krystofi Pace
Liogluta funebris Epp.
Aloconota sulcifrons Steph.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Oxypoda samurensis Pace (Holotypus)
Aleochara lurida Motsch. (dt. Pace)
Bryaxis bulbifer Reichenb. (dt. Besuchet)
Bryaxis clavipes Motsch. (dt. Besuchet)
Scaphisoma agaricinum L. (dt. Löbl)
Platydema triste Cast.
Chalcoides aurata Marsh.
Otiorrhynchus kirschi Strl.
Urometopus mingrelicus Reitter
Ceuthorrynchus contractus Marsh.
Rhamphus pulicarius Hbst.

Aufsammlungen der Bodenfauna im Samurwald im Delta des Samur an der Westküste des Kaspisees ergaben:

Calosoma sycophanta L.
Trechus liopleurus Chaud.
Syntomus pallipes Dej.
Hydroporus melanarius Strm.
Bembidion incommodum Net.
Metopsia clypeata Müll.
Olophrum caucasicum Fauv.
Latrimaeum atrocephalum Gyll.
Astenus gracilis Payk.
Hypomedon abdurakhmanowi Franz
Hypomedon? melanocephalus F.
Philonthus micans Grav.
Philonthus nitidulus Grav.
Philonthus pullus Nordm.
Heterothops dissimilis Grav.
Quedius collaris Er.
Bolitobius thoracicus F.
Mycetoporus splendidus Grav.
Tachyporus hypnorum F.
Conosoma testaceum F.
Bolitochara lucida Er (dt. Pace)
Atheta caspia Pace (Holotypus und Paratypen)
Atheta samurensis Pace (Holotypus)
Oxypoda haemorrhoa Marsh. (dt. Pace)
Euconnus (Napochus) claviger Müll.
Catops nigrita Er.
Megasternum boletophagum caucasicum Kuw.
Hydraena riparia-Gruppe
Acritus nigricornis Hoffm.
Scaphisoma agaricinum L.
Anisotoma humeralis F.
Sericoderus lateralis Gyll.
Ptenidium laevigatum Er.
Ptinella aptera Guér.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Acrotrichis spec.
Pycnomerus terebrans Ol.
Cerylon ferugineum Steph.
Cerylon conicicolle Reitter
Epicrus comptus Ill.
Epuraea melanocephala Marsh.
Diaclina fagi Pz.
Maladera punctatissima Fald.
Elater pomorum Hbst.
Uloma culinaria L.
Laena (Catolaena) spec.
Anobium punctatum Grav.
Octotemnus glabriculus Gyll.
Oryctes nasicornis L.
Lucanus cf. *cervus* L.
Prionus coriaceus L.
Omias georgicus Reitt.

3. Vergleich der Biographie und Ökologie des Kaukasus mit den Alpen

Im Rahmen der Vereinbarung über die Zusammenarbeit bei der Erforschung des Kaukasus und der Alpen wurden als erste Schritte eine Darstellung der Biographie und Ökologie des Kaukasus von ADURAKHMANOW (1991) und über die Alpen von mir (1991) veröffentlicht. In diesen Arbeiten wurde auf den Vergleich dieser beiden Gebirge nur kurz eingegangen. Dieser Vergleich soll in der Fortsetzung der Zusammenarbeit allmählich vervollständigt werden. Ein erster Schritt in dieser Richtung soll im folgenden gemacht werden.

Ich gehe dabei von der Entwicklung der rezenten biogeographischen Verhältnisse aus. ABDURAKHMANOW hat gezeigt, daß der Kaukasus in der gesamten Kreidezeit und auch noch im ältesten Tertiär als Insel einerseits vom iranisch-anatolischen Festland und andererseits von der russischen Tafel getrennt war. Die altendenische Fauna des Kaukasus war demnach eine Inselfauna, die im Tertiär und Quartär durch Zuwanderung über die ab dann bestehenden Festlandverbindungen mit neuen Elementen ausgereichert wurde. Im jügeren Quartär war der Kaukasus nur in seinen höchsten zentralen Teilen vergletschert, wobei die Vergletscherung nie zu einem der alpinen Vergletscherung vergleichbaren ausgedehnten Eisschild anwuchs, so daß sich Reste der präglazialen Fauna auch in Teilen des Zentralkaukasus über das gesamte Pleistozän erhalten konnten. So war zum Beispiel das Gebiet des Kreupasses während der gesamten Pleistozäns nicht von Gletschern bedeckt, was sowohl die Glazialmorphologie als auch die in diesem Bereich erhaltenen gebliebene Reliftfauna beweisen (FRANZ 1991). Im Bereich von Kurush im Ostkaukasus war die pleistozäne Vergletscherung nur wenig ausgedehnter als die rezente, es

konnten sich deshalb auch hier beträchtliche Teile der präglazialen Fauna bis zur Gegenwart erhalten.

In den Alpen hat dagegen die mehrfache intensive Vereisung während der pleistozänen Eiszeiten, die im Maximum zu einem geschlossenen Eisschild zusammenwuchs, aus den nur die höchsten Gipfel und Grate als Nuataker herausragten, die präglaziale Hochgebirgsfauna weithin vernichtet. Nur in den Randgebieten des Gebirges ragten unvergletscherte Gebiete über das Netz der Talgletscher empor und bildeten Massifs de Refuge, in denen Teile der altendemischen Fauna erhalten blieben. Die artenreiche Fauna der Massifs de Refuge steht in scharfem Gegensatz zu der weitaus artenärmeren der eiszeitlich devastierten der zentralen Alpenteile.

Einen so scharfen Gegensatz zwischen von Reliktarten besiedelten und eiszeitlich devastierten Gebieten gibt es im Kaukaus nicht. Die bestehenden Verbreitungsgrenzen sind dort durch klimatische und morphologische Unterschiede, wie durch die unterschiedliche Seehöhe und die jeweilige Lage zum Gebirgsrand bedingt. Hinsichtlich der Humidität des Klimas besteht ein deutliches Gefälle von West nach Ost, das auch die Höhe der winterlichen Schneedecke und deren Andauer beeinflußt. Dies hat zur Folge, daß im mittleren Kaukasus im hochalpinen Grasheidengürtel Schneetälchen auftreten, die wie in den Alpen von einer hygrophileren Fauna besiedelt sind als die früher ausapernden Grasheiden. Im Ostkaukaus apern dagegegen im hochalpinen Grasheidengürtel auch die Mulden so früh aus, daß keine Schneetälchenflora und -fauna entstehen kann. Damit hängt auch zusammen, daß dort der Unterschied zwischen subalpinem und alpinem Grasland weniger ausgeprägt ist als in den Alpen. Im Raum von Kurush sind die alpinen Rasen der Grasheidenstufe nur von einer geringen Zahl ausschließlich hochalpiner Arten, aber von vielen auch in tiefere Lagen herabsteigenden Tierformen besiedelt, während die Fauna des alpinen Grasheidengürtels in den Alpen einen ausschließlich hochalpinen Charakter aufweist. Ausschließlich hochalpin ist im Raum von Kurush nur die hochalpine Polsterpflanzenstufe. Das erklärt auch den Umstand, daß sich in den alpinen Grasheiden bei Kurush in 2400 bis 2600 m und stellenweise vielleicht auch noch darüber, zahlreiche Vertreter von Tiergruppen vorfinden, die in den Alpen auf aubalpine Lagen beschränkt sind. Als Beispiele seien hierfür genannt der Forficulide *Anechura bipunctata*, die Ameisen, vor allem *Serviformica lemani*, und zahlreiche Heuschrecken. Die Zahl der ausschließlich hochalpin lebenden Coleopteren ist im Ostkaukasus viel geringer als im Zentralkaukasus (Gebiet des Kasbegi).

Dafür sind in den alpinen Grasheiden bei Kurush zahlreiche xerophile Coleopterenarten zu finden, die im östlichen Mitteleuropa die Trockenrasen tiefer Lagen und zum Teil die Kultursteppe besiedeln, wie *Carabus hungaricus*, *Harpalus serriceus*, *Opatrum sabulosum*, *Crypticus quisquilius*, *Pedinus femoralis* und *Chrysomela fimbriata*. Diese Erscheinung fehlt schon in der niederschlagsreichen Kette des kleinasiatischen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Taurus, ist aber in der südlicheren, trockeneren Kette nördlich von Erzerum deutlich ausgeprägt. Auch hier treten am Gölgurt Geçidi in 2360 m Höhe Anechura bipunctata, Serviformica lemani und andere Ameisen sowie die Käfer *Harpalus quadratus* Chd., *Ophonus azureus* F., *Cymindis scapularis* Schaum, *Probaticus peropacus* Reitt., *Otiorrhynchus armicrus* Frm. und *Eusomus armeniacus* Kirsch auf.

Anklänge zu dieser Verbreitung finden sich übrigens auch schon in den Zentralalpen, wo im kontinentalen Klima der Südhänge der Hohen Tauern, besonders auf Kalkglimmerschiefer, in Lagen bis 2400 m *Anechura bipunctata, Serviformica lemani* und der Käfer *Cicindela gallica* an der Untergrenze der alpinen Grasheidenstufe vorkommen.

Hinsichtlich der Migration von Gebirgstieren im Quartär besteht zwischen den Alpen und dem Kaukasus ein wesentlicher Unterschied hinsichtlich der Einwanderung nordischer Elemente. Während der Maxima der Riß- und der Würmvergletscherung waren die Alpen von der Südgrenze des nordischen Inlandeises nur durch einen relativ schmalen unvergletscherten Bereich getrennt, in dem periglaziale ökologische Verhältnisse herrschten. Aus diesem Raum wanderten am Ende der letzten Eiszeit boreale Faunenelemente einerseits nordwärts und andererseits in die Hochlagen der mitteleuropäischen und zum Teil sogar auch der südeuropäischen Gebirge ein, während sie in dem sich wiederbewaldenden Zwischengebiet ausstarben. So entstand ein diskontinuierliches boreomontanes Verbreitungsbild, das heute für viele Bewohner der Hochlagen der Alpen und selbst auch noch für einen Teil der subalpinen Pflanzen und Tiere charakteristisch ist.

Für die Entstehung einer solchen boreomontanen Reliktverbreitung bestanden im Kaukasus auch während der Maxima der pleistozänen Vergletscherung nie die erforderlichen Wanderungsbedingungen. Der Kaukasus war von der Südgrenze des nordischen Inlandeises auch während dessen maximaler Ausbreitung durch Trockensteppen so weit getrennt, daß die boreale Fauna diese Verbreitungsbarriere nicht zu überwinden vermochte. Die Zuwanderung von Gebirgstieren war im Quartär hier deshalb auf alpine Elemente aus benachbarten Gebirgen beschränkt und auf boreale Elemente aus den russischen und sibirischen Steppen (ABDURAKHMANOW 1991).

Zusammenfassend ist daher festzustellen, daß die Entwicklungsgeschichte der Gebirgsfauna der Alpen zwar viele klimatisch bedingte Parallelen zu der des Kaukasus aufweist, zugleich aber auch beträchtliche historisch-biogeographische Unterschiede.

Literatur

ABDURAKHMANOW, G. M. (1988): Der Ostkaukasus gesehen mit den Augen des Entomologen, Makhatschkala, 136 S. (russisch).

– (1991): Einige Aspekte der Faunogenesis und geographischen Verbindungen der Coleopterenfauna im Kaukasus. Sitz.-Ber. Öst. Akad. Wiss.

FRANZ, H. (1986): Beitrag zur Kenntnis der Bodenfauna des Zentralkaukasus und der Umgebung von Batumi. Sitz.-Ber. Öst. Akad. Wiss. Math.-Naturw. Klasse I. **195**, 196–280.

– (1991): Vergleich der Biogeographie und Ökologie der Alpen und des Kaukasus. Sitz.-Ber. Öst. Akad. Wiss. Math.-Naturw. Klasse I.